

Mitt. Bot. München 12	p. 609 - 654	16.10.1976	ISSN 0006-8179
-----------------------	--------------	------------	----------------

## DIE CYTOLOGIE SÜDWESTMEDITERRANER SCROPHULARIA-ARTEN

von

J. GRAU

Die systematische Kenntnis der Gattung *Scrophularia* steht in einem deutlichen Mißverhältnis zu den in den letzten Jahren bekannt gewordenen cytologischen Daten. Das systematische Wissen beruht, mit Ausnahme einiger lokaler Bearbeitungen, im wesentlichen noch auf der unzureichenden Monographie STIEFELHAGENS (1910), die im Vergleich zu dem von BOISSIER in seiner *Flora Orientalis* (1875) erreichten Stand eher einen Rückschritt bedeutet. Im Gegensatz dazu erschienen in den letzten zwanzig Jahren zunehmend Arbeiten, die sich mit der Cytologie der Gattung beschäftigten. Den Anfang machte RODRIGUES (1956) mit Untersuchungen an *S. canina* s.l. 1962 folgte eine Arbeit von SHAW über nordamerikanische Arten mit einigen Vergleichszählungen altweltlicher Sippen. 1967 erschien von VAARAMA und HIIRSALMI eine zusammenfassende Studie, die alle bisherigen cytologischen Ergebnisse in Verbindung mit zahlreichen Neuzählungen zu einem Gesamtbild zu vereinigen suchte. CARLBOM (1969) griff alle bisherigen Ergebnisse auf und versuchte zu generellen Schlüssen über die Zusammenhänge in der Gattung zu kommen. 1970 publizierte VAARAMA mit LEIKAS eine zweite Serie von Zählungen, jedoch ohne sie zu kommentieren. Im gleichen Jahr wurden erstmals (LALL 1970) auch mehrere Zählungen orientalischer Arten bekannt. 1976 schließlich erschien ein cytologischer Vergleich himalayischer Arten mit alpinen Arten von VASUDEVAN, der z.T., auch der Gattung *Scrophularia* gewidmet ist.

Durch die genannten Arbeiten sowie durch einige Einzelmessungen liegen nun für etwa 60 - 70 Arten die Chromosomenzahlen vor (diese Ungenauigkeit erklärt sich durch die z. T. unsichere Artabgrenzung und durch ungeklärte Synonymieverhältnisse); es ist dies etwa ein Drittel des Gesamtartenbestands der Gattung. Weniger bekannt sind die Chromosomenzahlen der Arten aus dem asiatischen Zentrum der Gattung, eine weitere Beschäftigung mit der Cytologie der europäischen Arten erscheint jedoch kaum noch interessant. Diesem Eindruck muß folgendes entgegengestellt werden. Die oben erwähnte mangelnde Kenntnis der Gattung hat zur Konsequenz, daß nicht alle der bisherigen Zählungen vorbehaltlos akzeptiert werden können. Zahlreiche der bisher gezählten Arten wurden nur von Gartenherkünften untersucht. Das Problem liegt dabei weniger in der meist ungewissen Originalherkunft, die mir, soweit sich keine cytogeographischen Überlegungen daran anschließen, weniger wichtig zu sein scheint, als vielmehr in der mangelhaften Identifizierung der Arten und der vorbehaltlosen Übernahme von Gartennamen. Beim Fehlen von Belegexemplaren kann dies zu nicht korrigierbaren Fehlangaben führen. Bei der Besprechung der einzelnen Arten werde ich auf solche Fälle hinweisen. Es vermindert sich auf diese Weise die Anzahl mit endgültig festliegender Chromosomenzahl beträchtlich. Es fehlen aber auch immer noch die Zahlen für einige seltenere europäische Arten. Auch eine Klärung der cytologischen Zusammenhänge ist gerade wegen der Vielzahl der Zahlenangaben (oft verschieden für die gleiche Art) noch nicht erfolgt. Unterschiedliche Zahlenangaben haben wohl teilweise ihre Ursache in der Kleinheit und damit schwierigen Erkennbarkeit der Chromosomen (Verklebungen, störende Granulierungen des Plasmas) besonders bei den polyploiden Arten. Gerade bei ungenügender Vertrautheit mit den cytologischen Verhältnissen hat dies sicherlich zu Fehlzählungen geführt.

Alle diese Gründe zeigen, daß cytologische Untersuchungen an *Scrophularia* auch über die orientalischen Arten hinaus notwendig sind. Die hier dargestellten Ergebnisse beruhen auf einer über zehn Jahre langen Beschäftigung mit der Gattung besonders auch in systematischer und taxonomischer Weise. Pflanzen von etwa dreihundert Herkünften konnten bisher kultiviert, morphologisch analysiert und gezählt werden. Die Präparation somatischer Metaphaseplatten erfolgte in üblicher

Weise aus Wurzelspitzen in Orcein-Färbung nach unterschiedlich langer Vorbehandlung in Hydroxichinolin. Belegexemplare befinden sich in der Botanischen Staatssammlung München; in zahlreichen Fällen wurden Exsiccate der kultivierten Arten ausgegeben. Behandelt werden hier zunächst europäische und nordafrikanische Arten aus dem Bereich der Sektion *Anastomosantes* Stiefelh., Subsektion *Scorodoniae* (Benth.) Stiefelh., ohne daß damit diese unzureichende Gliederung in dieser Form endgültig akzeptiert werden soll. Eine Reihe der hier veröffentlichten Ergebnisse, im wesentlichen Chromosomenzahlen aber auch einige systematische Details, sind in die Bearbeitung der Gattung in *Flora Europaea III* eingegangen.

Einen ersten Überblick über die untersuchten Arten gibt nachstehende Liste. Die eigenen Ergebnisse werden eventuellen früheren Zählungen gegenübergestellt. Bei *S. nodosa*, *S. scopolii* und *S. umbrosa*, deren Chromosomenzahlen eindeutig geklärt sind, wird auf eine vollständige Zitierung aller früheren Zählungen, soweit sie eindeutig sind, verzichtet. Im übrigen bedeuten die Indices (1) SHAW 1962, (2) VAARAMA und HIIRSA LMI (1967), (3) VAARAMA und LEIKAS (1970); weitere Angaben sind mit Autor und Jahreszahl angegeben. Die Zahlenangaben wurden einheitlich auf diploides Niveau gebracht.

In der Anordnung der Arten ist eine gewisse Gruppierung vorgenommen worden, die meist näher verwandte Arten einander zuordnet. Am Anfang stehen zwei jeweils isolierte Arten (*S. nodosa* und *S. aestivalis*), es folgt eine kleine Gruppe wohl nächstehender Arten (*S. herminii* bis *S. scopolii*); die relativ feuchtigkeitsliebenden Arten (*S. umbrosa* bis *S. lyrata*) bilden eine Gruppe die sich eng an die folgenden, meist südwesteuropäischen Arten (*S. scorodonia* bis *S. trifoliata*) anschließt. Es folgen einige kanarische Arten (*S. glabrata* bis *S. calliantha*) die ebenso eng zu den südwesteuropäischen Arten gehören wie auch die taxonomisch am unzureichendsten bearbeiteten nordafrikanischen Sippen. Den Schluß machen die beiden einjährigen, jeweils isoliert stehenden Arten *S. peregrina* und *S. arguta*.

Bei der Behandlung der einzelnen Arten sind Synonyme aufgeführt, soweit sie neu sind. Für die beiden bisher weitgehend unbekannteren Arten *S. lyrata* und *S. pseudoauriculata* wird auch das untersuchte Herbarmaterial zitiert.

Art	eigene Zählung 2n =	frühere Zählung 2n =
<i>S. aestivalis</i> Griseb.	44	-
<i>S. nodosa</i> L.	36	36 (1, 2)
<i>S. herminii</i> Hoffmanns. & Link	42	ca. 52 (2)
<i>S. scopoli</i> Hoppe	26	26 (2, 3)
<i>S. alpestris</i> Gay ex Benth. in DC.	68	72 (3)
<i>S. umbrosa</i> Dumort.	26, 52	26 (2, 3), 52 (2), 42 (Podlech & Dieterle 1969)
<i>S. pseudoauriculata</i> Sennen	84	-
<i>S. auriculata</i> L.	84 + 0-6 B	ca. 40, ca. 78, 78 (2), 84, 86 (3), 78 (Gadella & Kliphuis 1966), 80 (Maude 1939, 1940)
<i>S. lyrata</i> Willd.	58	-
<i>S. scorodonia</i> L.	58	60 - 80 (2), 60 (2)
<i>S. laevigata</i> Vahl	58	-
<i>S. sciophila</i> Willk.	58	26 (2)
<i>S. pyrenaica</i> Benth. in DC.	58	60 - 70, 68 (2)
<i>S. reuteri</i> Daveau	58	-
<i>S. schousboei</i> Lange in Willk.	60	-

<i>S. sublyrata</i> Brot.	58	-
<i>S. grandiflora</i> DC.	58	58 (1), 60 (3)
<i>S. sambucifolia</i> L.	58	56 - 58 (1), 54 + 2 (2), 56 (Palomeque Messia et al. 1976)
<i>S. trifoliata</i> L.	58	ca. 80 (Contandriopoulos 1962)
<i>S. glabrata</i> Ait.	58	56 (2, 3, Larsen 1960, Borgen 1974), 60 (Cagnieu et al. 1973)
<i>S. smithii</i> Wycl.	58	60 (2)
<i>S. calliantha</i> Webb & Berth.	58	56 (2, Michaelis 1964)
<i>S. hispida</i> Desf.	58	-
<i>S. aquatica</i> L. var. <i>laxa</i> Maire	58	-
<i>S. peregrina</i> L.	36	36 (1, 2, 3, Lall 1970)
<i>S. arguta</i> Ait.	58	ca. 60 (3)

1. Scrophularia aestivalis Griseb.

Abb.: 11

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 69

Bulgarien, Bez. Sofia, Rila Geb., Marica-Tal, oberhalb  
Raduil bei Borovec, 1250 m

leg. MERXMÜLLER & ZOLLITSCH 24 259 2n = 44

Sc - 226

Griechenland, Makedonien, Olymp

leg. ERBEN 2n = 44

Diese balkanische Art konnte an zwei Populationen aus verschiedenen Teilen des Areals untersucht werden. Beide stimmen sowohl morphologisch wie auch cytologisch völlig überein. *S. aestivalis* schließt sich wohl an einige orientalische Arten an (*S. divaricata*, *S. oxysepala*).

2. S. nodosa L.

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 52

Italien, Prov. Firenze

Vallombrosa, leg. GRAU 2n = 36

Für *S. nodosa* ergeben sich keine Zweifel über ihre Chromosomenzahl. Es wird daher hier nur eine Zählung zur weiteren Bestätigung angeführt.

3. S. herminii Hoffmanns. & Link

Abb.: 11

Sc - 244

Spanien, Sierra de Gredos, Puerto de la Peña  
Negra oberhalb Navacepeda, leg. MERXMÜLLER &

LIPPERT 29 515 2n = 42

Für *S. herminii* existiert erst eine Zählung an Gartenmaterial mit ca.  $2n = 52$ . Für Pflanzen aus dem spanischen Teil des Areals ergab sich eindeutig  $2n = 42$ . *S. herminii* stellt sich somit nicht nur morphologisch sondern auch cytologisch außerhalb der übrigen iberischen Arten, die hier behandelt wer-

den. Vielleicht bestehen etwas engere Beziehungen zu *S. scopolii* bzw. *S. alpestris*.

#### 4. *S. scopolii* Hoppe

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 63

Polen, Kraków, Zubrzyca Górna

pr. Nowy Targ, leg. ORZESZKOWSKA

2n = 26

*S. scopolii* ist eine weitere Art, deren Chromosomenzahl eindeutig feststeht. Die früheren Angaben konnten bestätigt werden.

#### 5. *S. alpestris* Gay ex Benth. in DC.

Abb.: 11

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 12

Spanien, Prov. Oviedo

Puerto Ventana, leg. GRAU

2n = 68

Sc - 13

Spanien, Prov. Lerida

Esterrri de Aneo, leg. GRAU

2n = 68

Sc - 14

Spanien, Prov. Lerida

Puerto de la Bonaigua, leg. GRAU

2n = 68

*S. alpestris* ist nahe mit *S. scopolii* verwandt. Die Unterschiede zwischen beiden Arten sind gering aber konstant (Blattgestalt, Berandung der Kelchzipfel). Bei GUINOCHET und VILMORIN (1975) geht *S. alpestris* (ohne Erwähnung als Synonym!) ganz in *S. scopolii* auf. Dies geschieht sicherlich zu Unrecht. Neben den oben erwähnten Eigenschaften unterscheidet sich *S. alpestris* auch noch beträchtlich durch die Chromosomenzahl von *S. scopolii*. Pflanzen aus beiden Flanken des Areals, den Pyrenäen und den kantabrischen Gebirgen, besitzen 2n = 68 Chromosomen. Vielleicht lassen sich die Beziehungen der beiden nahe verwandten aber cytologisch stark verschiedenen Arten in ähnlicher Weise deuten wie im Fall von *S. pseudoauriculata* und *S. lyrata* (siehe unten). *S. alpestris*

könnte demnach ein amphidiploider Bastard zwischen *S. scopoli* ( $2n = 26$ ) und einer weiteren Art mit  $2n = 42$  sein (an *S. herminii* oder entsprechende Sippen könnte hier gedacht werden). Die Zählung von  $2n = 72$  für *S. alpestris* liegt zwar in der richtigen Größenordnung, scheint mir aber nicht ganz zutreffend.

6. *Scrophularia umbrosa* Dum.

Abb. : 1, Karte 1

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 87

Deutschland, Nordrhein-Westfalen, Reg. Bez. Köln, Kreis  
Bergheim, Altwasser der Erft zw. Bedburg und Kaster  
leg. DIETRICH  $2n = 52$

Sc - 88

Deutschland, Nordrhein-Westfalen, Reg. Bez. Köln, Kreis  
Bergheim, östl. Stadtrand von Bedburg  
leg. DIETRICH  $2n = 52$

Sc - 114

Deutschland, Baden-Württemberg  
Heidelberg  
leg. BUTTLER  $2n = 52$

Sc - 86

Deutschland, Hessen, Kreis Gelnhausen  
Wirtheim, Ufer der Bieber  
leg. BUTTLER  $2n = 52$

Sc - 116

Deutschland, Bayern, Dachau  
feuchte Gräben  
leg. GRAU  $2n = 52$

Sc - 62

Rumänien, Cluj, Raion Odorkei,  
Vlahita  
leg. -  $2n = 26$

Sc - 59

Polen, Breslau, Opole Jaryszów  
p. Strzelce Opolskie  
leg. CIACIURA  $2n = 26$

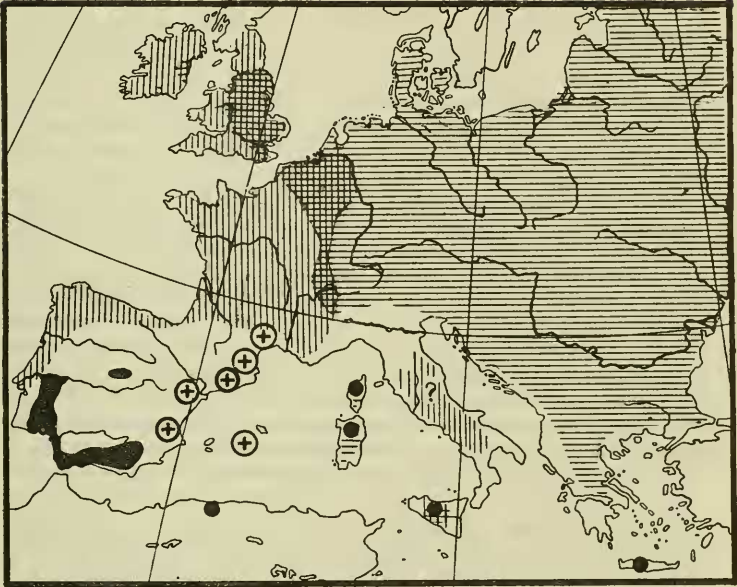


Sc - 23

Afghanistan, Prov. Kapisa, oberes Panjir-Tal, Pasian, 2800 m.

leg. PODLECH

2n = 52



Karte 1: Übersicht der ungefähren Verbreitung von



*S. umbrosa*

*S. auriculata*



*S. lyrata*



*S. pseudoauriculata*

*S. umbrosa* gehört zu den wenigen Arten, deren Chromosomenzahl eindeutig geklärt ist. Lediglich die Angabe von  $2n = 42$  bei PODLECH und DIETERLE (1969) für *S. robusta* Pennell - einem Synonym zu *S. umbrosa* - weicht ab. Pflanzen von etwa gleicher Herkunft (Sc - 23) wurden von mir mit  $2n = 52$  gezählt; möglicherweise liegt der abweichenden Angabe ein Druckfehler zugrunde.

Die beiden mehrfach belegten Chromosomenrassen ( $2n = 26$  und  $52$ ) lassen bisher keine sinnvolle Verteilung über das Gesamtareal erkennen. Weitere Untersuchungen, basierend auf einem möglichst dichten Fundortnetz sind bei der in den Details (z.B. Staminodium) vielgestaltigen Art notwendig. VAARAMA und HIIRSA LMI (1967) interpretieren die Pflanzen mit  $2n = 52$  als Bastarde der diploiden Form mit *S. auriculata* (nach ihrer Zählung  $n = 13 \times n = 39$ ). Diese Erklärung ist aus mehreren Gründen unwahrscheinlich. Erstens spricht die Schwierigkeit einer morphologischen Trennung der beiden Chromosomenrassen wohl eher dafür, in den Pflanzen mit  $2n = 52$  eine autotetraploide Form zu sehen. Zweitens lassen die beiden ungeraden haploiden Zahlen der vermuteten Ausgangsarten kaum ein ausbalanciertes Hybridprodukt erwarten. Schließlich ist die korrekte Chromosomenzahl von *S. auriculata* sicherlich nicht  $n = 39$ , sondern  $n = 42$ . Eine Addition müßte demnach zu  $2n = 55$  führen. Ich möchte daher annehmen, daß falls durch Hybridisierung wirklich Pflanzen mit  $2n = 52$  entstanden sind (angegeben wird  $2n = \text{ca. } 52$ ), hier eher Selbstbestäubung und Verschmelzung unreduzierter Gameten vorgelegen hat. *S. umbrosa* ist weit über Europa verbreitet (Karte 1), erreicht aber nicht (mehr?) die iberische Halbinsel. In Norditalien wird der Südrand der Alpen nicht überschritten; in der Poebene sowie im Nordapennin fehlen daher *S. umbrosa* genauso wie *S. auriculata* und die übrigen feuchtigkeitsliebenden Arten. Sie werden dort durch *S. nodosa* ersetzt. Auf dem Rest der Halbinsel ist das Vorkommen von *S. umbrosa* fraglich, auf Sardinien und Korsika ist sie jedoch nachgewiesen. Nach Osten ist das Areal sehr stark ausgeweitet (z.B. bis Afghanistan), nach Süden jedoch aufgelockert, da geeignete feuchte Standorte seltener sind.

7. Scrophularia pseudoauriculata Sennen, Ann. Soc. Lyon 69 : 108 (1923), Bol. Soc. Cienc. Nat. 29 : 78 (1930).

Abb. : 3, 4, 5, 11, Karte 1

Typus: Tarragone, Cambrils, ruisseau, Pl. d'Esp. No. 3742, 17. 4. 1919, F. SENNEN (BC, Lectotypus)

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 243

Spanien, Prov. Gerona, Lago Bañolas  
leg. GRAU

2n = 84

Sc - 38

Spanien, Prov. Valencia, an Wassergräben bei  
Alcudia d. C. an der Straße Játiva - Albacete  
östl. Játiva, leg. GRAU

2n = 84

Sc - 185

Spanien, Prov. Castellón, Morella - La Cenia  
leg. MERXMÜLLER & GLEISNER

2n = 84

Untersuchtes Herbarmaterial:

Spanien:

Tarragone: Cambrils, ruisseau, 17. 4. 1919, F. Sennen, Pl. d'Espagne No 3742 (BC) - Catalogne, Caselldefels, fossés, 6. 1916, F. Sennen (BC) - Tarragona, fossés d'irrigation, 11. 6. 1909, F. Sennen (BC) - Barcelone, Castelldefels, fossés, 12. 6. 1924, F. Sennen (BC) - Prov. Gerona, Lago Bañolas, 23. 5. 1975, K. P. Buttler Nr. 19654 (Herbar Buttler).

Balearen:

Menorca, baranco de S. Juan et d'Algendar, 30 - 50 m, 19. 4. & 8. 5. 1885, Porta & Rigo (M) - Mallorca, 12. 9. 1954, Palau Ferrer Nr. 656 (COI).

Frankreich:

Montpellier, comm. Zwakh 1847 (M).

Von Sennen wird die Art außerdem noch von Tibidabo, dem Berg hang westl. von Barcelona angegeben.

*S. pseudoauriculata* steht morphologisch der hauptsächlich süd- und zentralspanischen *S. lyrata* nahe. Von ihr unterscheidet sie sich durch das völlige Fehlen nichtdrüsiger

Haare, den deutlich geflügelten Stengel, die größeren basalen Zipfel der spitzeren Blätter, die schwächer braun-membranösen Brakteen, die grünlicheren Blüten, das querelliptische Staminodium und die Chromosomenzahl  $2n = 84$  (Abb. 1).

Von der nordiberischen, atlantisch-westeuropäischen *S. auriculata* ist *S. pseudoauriculata* durch die wesentlich stärker lyrat zerteilten spitzeren Blätter, den stärker geflügelten Stengel, die stärker braun-membranösen Brakteen, die grünlicheren Blüten und das meist breitere Staminodium getrennt (Abb. 1).

Im Vergleich mit *S. umbrosa* fallen die geteilten Blätter, der etwas schwächer geflügelte Stengel, die braunhäutigen Brakteen und die Chromosomenzahl auf. Gemeinsam sind beiden Arten die Kahlheit, die stärkere Tendenz zur Flügelung des Stengels, die spitzeren Blätter und die grünlicheren Blüten (Abb. 1).

Überraschend ist die Chromosomenzahl von *S. pseudoauriculata*. Im Gegensatz zu *S. lyrata* ( $2n = 58$ ) besitzt sie wie *S. auriculata*  $2n = 84$  Chromosomen. Ein morphologischer Vergleich zeigt jedoch, daß die Beziehungen zu *S. lyrata* stärker sind als zu *S. auriculata*; dies wenigstens soweit man in einem so engen Verwandtschaftsbereich überhaupt eine Entscheidung über engere oder weitere Zusammengehörigkeit treffen kann. Es erhebt sich die Frage, wie die so stark heterogenen Chromosomenzahlen  $2n = 84$ ,  $2n = 58$  und  $2n = 26$  bzw.  $52$  in einen sinnvollen Zusammenhang gebracht werden können. Die morphologische Analyse (vergl. Abb. 1) macht eine amphidiploide Entstehung von *S. pseudoauriculata* aus Pflanzen, die *S. lyrata* und *S. umbrosa* sehr nahe stehen oder vielleicht aus den vorliegenden Arten selbst, sehr wahrscheinlich. Es ist dabei unerheblich, welche der beiden Chromosomenrassen von *S. umbrosa* als Ausgangspunkt gewählt wird. Im Falle der tetraploiden Form müßte ein reduzierter Gamet, im Falle der diploiden ein unreduzierter Gamet zur Kreuzung geführt haben. Der Kreuzungspartner mit  $2n = 58$  müßte allerdings unreduziert geblieben sein.

---

Abb. 1: Vergleichende Darstellung der wichtigsten Merkmale von *S. umbrosa*, *S. pseudoauriculata*, *S. lyrata* und *S. auriculata*

	Blatt	Braktee Kelchblatt	Stengel	Staminod	Chrom- zahl
auriculata					2n=84
lyrata					2n=58
pseudoauriculata					2n=84
umbrosa					2n=26,52

Hybride zwischen verschiedenen *Scrophularia*-Arten sind augenscheinlich möglich (GODDIJIN & GOETHART 1913). Im Verwandtschaftsbereich von *S. scorodonia* gelanges (GRAU unpubl.) den Bastard zwischen *S. scorodonia* ( $2n = 58$ , Gamet unreduziert, Mutterpflanze) und *S. auriculata* ( $2n = 84$ , Gamet reduziert, Vaterpflanze) mit  $2n = 100$  zu bilden. Es entstanden mehrere fertile Pflanzen. Zukünftige Versuche müssen zeigen, ob solche Kreuzungen auch zwischen *S. lyrata* und *S. umbrosa* möglich sind.

Im Kern ihres Areals (Karte 1), also in Katalonien und auf den Balearen, ist *S. pseudoauriculata* äußerst einheitlich. Die Pflanzen aus der Gegend von Játiva weichen durch weniger kräftigen Wuchs, kleiner Blätter und schwächere basale Blattsegmente ab. Die sehr alten Aufsammlungen von Montpellier fallen durch stumpfere Blätter mit etwas kürzeren basalen Blattsegmenten auf, sind aber noch *S. pseudoauriculata* zuzurechnen. Augenscheinlich hat in Südfrankreich eine Introgression in *S. auriculata* stattgefunden; die stärker lyraten Blätter mancher südfranzösischer *auriculata*-Populationen deuten darauf hin.

SENNEN bezeichnet in keiner seiner Publikationen eine der genannten Aufsammlungen als Typ. Auch der Hinweis "Pl. d'Espagne No. 3742" legt den Typ nicht fest, da diese Numerierung für verschiedene Fundorte und -daten verwendet wurde. Die Aufsammlung aus Tarragona erscheint mir nach Jahreszahl und Etikettierung unter den in Barcelona liegenden Pflanzen als Lectotyp am besten geeignet.

#### 8. *Scrophularia auriculata* L.

Abb. : 1, 4, 6, 11, Karte 1

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 105

England, Cambridgeshire, Wicken Fen

leg. WALTERS

$2n = 84$

Sc - 95

England, Somerset, a. d. Straße zw. Chard  
und Honton

leg. ZOLLITSCH

$2n = 84$

Sc - 54		
Frankreich, Bretagne, Finistère, südl. Brignogan		
leg. LEUZE & DOPPELBAUR		2n = 84
Sc - 55		
Frankreich, Alpes Maritimes, Grasse,		
bords du canal		
leg. GAVELLE		2n = 84
Sc - 100		
Frankreich, Haute Marne		
Montigny le Roi		
leg. -		2n = 84
Sc - 146		
Frankreich, Basses Pyrénées, nordöstl.		
Pau		
Leg. GRAU		2n = 84
Sc - 2		
Spanien, Prov. La Coruña, westl.		
Santiago de Compostela		
leg. GRAU		2n = 84
		+ 0-5 B
Sc - 17		
Portugal, Beira Alta, Serra de Estrêla, bei		
Manteigas		
leg. GRAU		2n = 84
Sc - 16		
Portugal, Estremadura		
Sumpf östl. Setubal		
leg. GRAU		2n = 84
		+ 0-6 B

Für *S. auriculata* existiert, soweit die verworrenen Nomenklaturverhältnisse eine Identifizierung möglich machen, eine Reihe heterogener Chromosomenzahlen.  $2n = 78$  ist die häufigste der exakt angegebenen Zahlen,  $2n = 84$  findet sich einmal, ebenso  $2n = 80$  (siehe hierzu Tabelle 1). Alle neun von mir gezählten Populationen aus nahezu dem gesamten Areal, besaßen einheitlich  $2n = 84$  Chromosomen. In einigen Fällen (so bei Sc-16 mit 0 bis 6 und bei Sc-2 mit 0 bis 5) konnte eine unterschiedliche Anzahl von B-Chromosomen festgestellt werden. Die Uneinheitlichkeit der Zahlenangaben ist wahrscheinlich auf die

technischen Schwierigkeiten beim Zählen der sehr kleinen Chromosomen zurückzuführen. Ich bin überzeugt, daß  $2n = 84$  die korrekte Zahl für *S. auriculata* ist. Es spricht dafür auch die zahlenmäßige Übereinstimmung mit *S. pseudoauriculata*. Diese Übereinstimmung kann gleichzeitig ein Hinweis auf die Entstehung dieser Chromosomenzahl und damit von *S. auriculata* sein. Bisher war es nicht möglich, etwas über die cytologischen Beziehungen der morphologisch zu den übrigen westmediterranen Arten (mit der Basis  $x = 29$ ) gehörenden *S. auriculata* auszusagen. Die besonders bei primitiven orientalischen Arten öfter zu beobachtende Basis  $x = 7$  (häufiger ausgeprägt in augenscheinlich hexaploiden Arten mit  $2n = 42$ ), ließ *S. auriculata* als hochpolyploide Art der gleichen Basis erscheinen. Sie hätte demnach als einzige Art den euploiden Zustand bewahrt, während alle anderen Arten in noch ungeklärter Weise cytologisch stärker abgeleitet wären. Das Auftreten der gleichen Chromosomenzahl bei *S. pseudoauriculata* und die große Wahrscheinlichkeit ihrer Entstehung durch Allopolyploidie, legt es uns nahe, auch für *S. auriculata* eine ähnliche Herkunft anzunehmen. Die Ausgangsarten müßten wenigstens in cytologischer Hinsicht wie *S. lyrata* und *S. umbrosa* gebaut gewesen sein. Aus morphologischen Gründen ist eine solche Deutung nicht unwahrscheinlich, wie die relativ große Ähnlichkeit der hier in Zusammenhang gebrachten vier Arten zeigt (Abb. 1).

Die Verbreitung von *S. auriculata* ergibt sich aus Karte 1. Möglicherweise wird Zentralitalien als östliche Arealgrenze noch erreicht. Das Vorkommen auf Sizilien ist gesichert. *S. auriculata* ist nicht völlig einheitlich. Die englischen Pflanzen sind bisweilen schwach behaart, die südfranzösischen mit größeren basalen Blattsegmenten versehen (vergl. *S. pseudoauriculata*).

#### 9. *Scrophularia lyrata* Willd.

- Syn. : *S. subverticillata* Moris  
*S. oblongifolia* Loisel.  
*S. cretica* Boiss. & Heldr.  
*S. auriculata* L.  
    ssp. *major* Lange in Willk. & Lange  
*S. auriculata* L.  
    ssp. *minor* Lange in Willk. & Lange  
    var.  $\beta$  *pubescens* Lange in Willk. & Lange

Abb. : 1, 3, 4, 6, 12, Karte 1



Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 240

Sardinien, Prov. Sassari, zwischen Calangianus  
und Tempio bei Nuchis, Bachbett des F. Lascia  
leg. ERBEN 2n = 58

Sc - 31

Spanien, Prov. Malaga, Tal des Guadiaro westl.  
Ronda, feuchter Graben  
leg. GRAU 2n = 58

Sc - 32

Spanien, Prov. Malaga, Straße c 339 westl. Ronda  
kurz vor der Abzweigung nach Grazalema, feuch-  
ter Graben  
leg. GRAU 2n = 58

Sc - 33

Spanien, Prov. Malaga, Cuevas del Becerro  
nordöstl. Ronda, Bachufer  
leg. GRAU 2n = 58

Sc - 141

Spanien, Prov. Huelva, a. d. Straße Fregenal  
de la Sierra zur port. Grenze, bei Encinasola  
leg. GRAU 2n = 58

Sc - 145

Spanien, Prov. Avila, Sierra de Gredos  
bei Navaredondilla  
leg. GRAU 2n = 58

Untersuchtes Herbarmaterial:

Algerien:

Alger, 3. 1849, Reuter (G) - Oued Sidi el Kabi, prés Blideh,  
Prov. d'Alger, 13. 7. 1854, ? (G).

Spanien:

Matriti ad Manzanares, 1841, Reuter (G) - pr. Matritum, 1841,  
Reuter (G) - Prov. Cáceres, Straße Valdehucal zum Embalse  
de Valdecañas, 28. 8. 1974, Merxmüller & Lippert, 29668 (M) -  
Puerto Santa Maria, 2. 4. 1849, Bourgeau, Pl. d'Espagne (G) -  
Algeciras, 25. 4. 1873, Winkler (M) - Algeciras, 1887, Rever-  
chon (G) - Estepona, Boissier (G) - Prov. Malaga, Guadaleón

unterhalb Ronda, 11. 5. 1925, Zerny (W) - Ronda, 400 m, 1890, Willkomm, Reverchon 524 (M) - Grazalema, 12. 6. 1890, Willkomm 524 (G, W) - Prov. Malaga, Straße Ronda - Grazalema östl. d. Río Guadalquivir, 28. 5. 1969, Merxmüller & Lippert 25 340 (M) - pr. Casarabonela, 7. 6. 1879, Huter, Porta & Rigo 1035 (G) - Galera près Huescar, prov. de Granada, 16. 6. 1894, Saint-Lager (G) - Barranco de Río Segura, Granada, 1500 m, 7. 1906, Reverchon 524 (G) - Jaen, 5. 5. 1852, Lange (G) - Velez-Rubio, 500 m, 6. 1899, Reverchon 524 (G) - Huéneja, Sra Nevada, 900 m, 1933, Sennen, Pl. d'Espagne 9032 (G) - San Juan de Alcaráz, 1. 7. 1850, Bourgeau, Pl. d'Espagne 810 (G) - Spanien, 7. 1896, Tavary (COI).

Portugal:

Alto Alentejo, Elvas Varche, Quinta de Santa Rita, 25. 4. 1954, Guerra 195 (COI) - Vila Velha de Rodas, Alto Alentejo, 21. 6. 1959, Fernandes, Matos & Garmento 6939 (COI) - Arred de Faro, Atalaia, 8. 1882, Guimaraes (COI) - Faro, Ribeiro do Marduil, Guimaraes, Pl. exs. Algarb. 68 (COI) - Faro, Ribeiro do Laranjul, Guimaraes, Pl. exs. Algarb. 96 (COI) - Faro, 6. 1887, Moller (COI) - Algarve, Tavira, 6. 1887, Moller (COI) - Faro, Marxil, 6. 1889, Brandeiro, Fl. Lus. 1661 (COI).

Korsika:

Bastia, 1845, Bernard (G) - Bastia, 1867, Pittoni (W) - Ruisseau de Taga près de Bastia, 7. - 21. 6. 1867, Mabile (W).

Sardinien:

Tempio, 1. - 4. 8. 1882, Reverchon 303 (G) - Tempio, 10. 7. 1882, Reverchon (W).

Sizilien:

prope Ficarozzi, 18. 4. 1855, Huet de Pavillon (G).

Kreta:

Nomos Chanion, Ep. Apokoronou, 2 km NE Armeni, 8. 4. 1971, G. & W. Sauer 12 546 (M).

Diese Art mit westmediterranean Zentrum ist schon lange bekannt, mehrmals von den verschiedensten Autoren beschrieben und doch immer wieder mit der nahe verwandten *S. auriculata* verwechselt worden. Die Abbildung von WILLDENOW - nach einer Pflanze portugiesischer Herkunft - trifft die Art in allen Einzelheiten und hätte zur Klarlegung völlig ausreichen

müssen. Dennoch wurde sie 1827 einmal von Sardinien als *S. subverticillata* Moris und von Korsika als *S. oblongifolia* Loisel. neubeschrieben. In beiden Fällen liegt mir kein Originalmaterial vor; da aber *S. lyrata* auf beiden Inseln anzutreffen ist und die Beschreibung eindeutig auf sie zutreffen, halte ich eine Übereinstimmung für sicher. Das gleiche gilt für das östliche Vorkommen der Art von Kreta, von dort als *S. cretica* Boiss. & Heldr. beschrieben. Pflanzen von der iberischen Halbinsel werden normalerweise *S. auriculata* L. genannt, bzw. tragen eines der mehr oder weniger zutreffenden Synonyme dieser Art. Bei WILLKOMM und LANGE ist *S. auriculata* in verschiedene Untereinheiten aufgeteilt, wobei die *ssp. major* Lange ex Willk. & Lange sowie die *ssp. minor* Lange ex Willk. & Lange var. *pubescens* Lange ex Willk. & Lange eindeutig *S. lyrata* entsprechen. Stiefelhagen faßt alle erwähnten Namen unter *S. auriculata* zusammen, *S. oblongifolia* erscheint bei GUINCHET und VILMORIN (Flore de France II) für die Pflanzen korsischer Herkunft. In Flora Europaea III werden *S. lyrata* und *S. subverticillata* in Anmerkungen erwähnt, *S. cretica* und *S. oblongifolia* zu *S. auriculata* gezogen. Das Areal von *S. lyrata* (Karte 1) umfaßt Südportugal, Zentral- und Südspanien, einzelne Funde auf Sardinien, Korsika, Sizilien (Vorkommen auf dem festländischen Italien sind bisher noch ungewiß), Kreta und in Nordafrika (Algerien), dort meist *S. laevigata* Vahl genannt.

Die Pflanzen der sechs untersuchten Herkünfte (5 aus Spanien, eine aus Sardinien) besitzen einheitlich  $2n = 58$  Chromosomen, weichen damit deutlich von *S. auriculata* und *S. pseudoauriculata* ab und schließen sich an die meisten großblättrigen spanischen Scrophularien eng an.

Neben den bei *S. pseudoauriculata* erwähnten Merkmalen, fällt bei *S. lyrata* noch die eigenartige braun-trockenhäutige Berandung aller Brakteen des Inflorszenzbereichs auf. Im Verein mit den ebenfalls breit braun-berandeten Kelchzipfeln geben sie den durch die kurzen Blütenstiele auffallend dichten Infloreszenzen ein sehr charakteristisches Aussehen.

10. S. scorodonia L.

Abb. : 12

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 5

Portugal, Serra de Monchique

Monchique - Foia,

leg. GRAU

2n = 58

Sc - 43

Portugal, Serra de Estrêla

leg. GRAU

2n = 58

Sc - 7

Spanien, Prov. Malaga, Sierra Bermeja

Straße Ronda - San Pedro de Alcántara,

leg. GRAU

2n = 58

Sc - 10

Spanien, Prov. León

Peñarrubia,

leg. GRAU

2n = 58

Sc - 142

Spanien, Prov. Avila

Straße Barco de Avila - Bejar,

leg. GRAU

2n = 58

Sc - 104

England, S. Devon

Kingsbridge,

leg. WALTERS

2n = 58

Alle untersuchten Populationen von *S. scorodonia* besitzen einheitlich  $2n = 58$  Chromosomen. Als bisherige Zählungen existieren  $2n = 60 - 80$  und  $2n = 60$ . Wie für alle folgenden Arten mit  $2n = 58$  gilt, daß Abweichungen von dieser Zahl vereinzelt vorkommen mögen, als charakteristische Zahl aber  $2n = 58$  zu gelten hat, wie auch die Chromosomenzahl der englischen Population beweist.

11. Scrophularia laevigata Vahl

Syn: *S. laxiflora* Lange

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 220 und Sc - 221

Spanien, Prov. Cadiz, Sierra de Ojén nördl.

Tarifa, leg. MERXMÜLLER & GLEISNER 29 100      2n = 58

Diese erste Zählung der Art zeigt, daß auch sie zu Recht in den Formenkreis um *S. scorodonia* einbezogen wird. *S. laevigata* bildet niemals zerteilte Blätter; es sind daher alle nordafrikanischen Pflanzen, die dieses Merkmal zeigen und bisher meist zu *S. laevigata* gezählt wurden, hier auszuschließen.

12. Scrophularia sciophila Willk.

Syn.: *S. grenieri* Reuter

*S. pennelli* Sennen

Abb.: 7, 12

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 113

Spanien, Prov. Valencia, Felshänge zwischen Barche-

ta und Simat. leg. MERXMÜLLER & LIPPERT 23 609      2n = 58

Sc - 140

Spanien, Prov. Valencia, Monte Mugron bei

Cuevas del Rey Moro nordwestl. Almansa,

leg. GRAU      2n = 58

Sc - 147

Spanien, Prov. Murcia, Sierra del Oro

südl. Cieza, leg. MERXMÜLLER & GLEISNER

25 802      2n = 58

Sc - 222

Spanien, Prov. Almeria, Sierra de Gador

bei Antón Lopez westl. Almeria

leg. MERXMÜLLER & GLEISNER 29 288      2n = 58

Die Angabe von 2n = 26 (VAARAMO und HIIRSALMI) beruht sicherlich auf einer Verwechslung mit einer Art des *S. canina*-Formenkreises, in dem diese Zahl sehr häufig auftritt. *S. sciophila* wurde von STIEFELHAGEN mit *S. tanacetifo-*

lia Willd. gleichgesetzt, einer *S. filicifolia* zumindest nahestehenden Art. Die stark zerteilten Blätter haben diese Verwechslungen verursacht; lediglich die Grundblätter können etwas stärker flächig ausgebildet sein (Abb. 7). Die großen Blüten und die Chromosomenzahl  $2n = 58$  zeigen die Zugehörigkeit auch dieser Art in die Verwandtschaft von *S. scorodonia*. *S. sciophila* ist ein Endemit Südostspaniens.

13. *Scrophularia pyrenaica* Benth.

Abb.: 12

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 15

Frankreich, Hautes Pyrénées, Thèbe bei Mauléon, Balme,

leg. MERXMÜLLER & GRAU 21970

$2n = 58$

Auch für *S. pyrenaica* existieren schon Zählungen von VAARAMA und HIIRSALMI. Neben der relativ unverbindlichen Angabe  $2n = 60 - 70$  läßt die Zählung  $2n = 68$  vermuten, daß es sich um eine Verwechslung mit der ebenfalls pyrenäischen *S. alpestris* handelt, die  $2n = 68$  Chromosomen besitzt. *S. pyrenaica* ist ein ökologischer Spezialist, charakterisiert durch stark drüsige Behaarung, die unregelmäßig durchblätterte Infloreszenz, die ungeteilten, z.T. lang gestielten Blätter und die ziemlich hellen Blüten.

14. *Scrophularia reuteri* Daveau

Syn.: *S. herminii* sensu Lange in Willk. & Lange, non Hoffmanns. & Link

Abb.: 7, 13

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 143

Spanien, Prov. Avila, Sierra de Gredos  
Puerto de Serañillos, 1500 m,

leg. GRAU

$2n = 58$

Sc - 144

Spanien, Prov. Avila, Nordseite der Sierra  
de Gredos, Naval Peral del Tormes,

leg. GRAU

$2n = 58$

Die Zuordnung von *S. reuteri* zu *S. grandiflora* als Unterart in *Flora Europaea III* ist unbefriedigend. *S. reuteri* besitzt zu *S. grandiflora* vergleichsweise schwächere Beziehungen, sie vermittelt vielmehr eher zwischen *S. schousboei* und *S. pyrenaica*, ist von beiden aber hinreichend verschieden. Besonders charakteristisch sind die zugespitzten Kapselfeln, die auch *S. oxyrhyncha* Coincy kennzeichnen, die möglicherweise mit *S. reuteri* identisch ist.

15. *Scrophularia schousboei* Lange in Willk. & Lange.

Abb. : 8, 13

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 9

Portugal, Beira Alta, Serra do Caramullo,  
Cabeco da Neve,

leg. MERXMÜLLER & GRAU 21 520

2n = 60

Die zwischen den Arten mit unzerteilten und zerteilten Blättern vermittelnde *S. schousboei* besitzt als einzige Art dieses Formenkreises die abweichende Chromosomenzahl  $2n = 60$ . Ich glaube, daß es sich hier um eine aneuploide Abweichung sekundärer Art handelt. Je nach Standort können die Blätter von *S. schousboei* fast unzerteilt oder stark gefiedert sein.

16. *Scrophularia sublyrata* Brot.

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 223

Spanien, Prov. Malaga  
El Torcal südl. Antequera,

leg. MERXMÜLLER & GLEISNER 29 144

2n = 58

*S. sublyrata* ist praktisch eine kleinblütige *S. grandiflora* mit stark drüsig behaarten, regelmäßig gefiederten Blättern. Von der kahlen *S. schousboei* ist sie stärker getrennt, als bisher angenommen.

17. Scrophularia grandiflora DC.

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 179

Portugal, Coimbra

leg. MERXMÜLLER 27 323

2n = 58

*S. grandiflora* steht in sehr enger Beziehung zu *S. sambucifolia*, von der sie am deutlichsten durch die starke Behaarung getrennt ist. Die Angabe von SHAW stimmt mit meinen Ergebnissen überein, während ich 2n = 60 (VAARAMA und HIIR-SALMI) nicht bestätigen konnte.

18. Scrophularia sambucifolia L.

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 37

Spanien, Prov. Cadiz, Sierra del

Edrinal südl. Grazalema,

leg. GRAU

2n = 58

Sc - 75

Spanien, Prov. Cadiz

nördl. Algeciras,

leg. MERXMÜLLER & OBERWINKLER 22 030

2n = 58

Die bisher ungenauen Zahlenangaben für *S. sambucifolia* (2n = 56 - 58, 2n = 54 + 2) können mit 2n = 58 präzisiert werden.

19. Scrophularia trifoliata L.

Abb. : 13

Cytologisch geprüftes Material:

Sardinien, Prov. Cagliari, zwischen

Macomer und Oristano, Nurage Losa,

leg. ERBEN

2n = 58

Die Angabe bei CONTANDRIOPOULOS mit 2n = ca. 80 bezieht sich möglicherweise auf *S. auriculata*; sie konnte jedenfalls nicht bestätigt werden.



20. Scrophularia glabrata Ait.

Abb. : 13

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 108

Teneriffa, Los Cañadas

supra Mazo,

leg. -

2n = 58

Die zahlreichen für *S. glabrata* existierenden Angaben (mehrmals  $2n = 56$ , einmal  $2n = 60$ ) konnten nicht bestätigt werden. *S. glabrata* schließt sich vielmehr auch durch ihre Chromosomenzahl direkt an die festländischen Arten an.

21. Scrophularia smithii Wydl.

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 111

Teneriffa, Aguamansa

leg. -

2n = 58

Sc - 229

Teneriffa

leg. URSCHLER

2n = 58

Auch die Angabe für *S. smithii* ( $2n = 60$ ) muß in  $2n = 58$  korrigiert werden.

22. Scrophularia calliantha Webb & Berth.

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 135 b

Kanarische Inseln

leg. -

2n = 58

*S. calliantha* existiert in einer behaarten und einer kahlen Form. Untersucht wurden kahle Pflanzen der extrem großblütigen Art. Auch ihre Chromosomenzahl weicht entgegen bisherigen Angaben nicht von der Basiszahl der Gruppe ab.

23. Scrophularia hispida Desf.

Syn.: *S. laevigata* Vahl ssp. *hispida* (Desf.) Maire

Abb.: 9

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 76

Marokko, Hoher Atlas, Tizi-n-Tichka

leg. MERXMÜLLER & OBERWINKLER 2n = 58

*S. hispida* ist am besten mit *S. lyrata* zu vergleichen, von der sie sich durch die stark behaarten, größeren, bisweilen fast ungeteilten Blätter, die lockeren Cymen, sowie die nicht trockenhäutig berandeten Brakteen unterscheidet. Wie fast alle Arten aus diesem Bereich wurde auch *S. hispida* mit *S. laevigata* in Beziehung gebracht, steht aber zu dieser Art in keiner engeren Beziehung (siehe *S. laevigata*). *S. hispida* reiht sich auch durch ihre Chromosomenzahl unter die Arten mit zerteilten Blättern des *S. scorodonia*-Formenkreises ein.

24. Scrophularia aquatica L. var. *laxa* Maire

Syn.: *S. aquatica* L. ssp. *auriculata* sensu Quezel & Santa

Abb.: 10

Cytologisch geprüftes Material

Sc - 27

Marokko, Atlas Vorland

Midelt,

leg. RAUH 831 2n = 58

Sc - 81

Marokko, Mittlerer Atlas zw. Azrou und

Ifrane, 1450 m,

leg. MERXMÜLLER & OBERWINKLER 22 691 2n = 58

Diese Sippe hat nur wenig mit *S. aquatica* bzw. *S. auriculata* zu tun und verdient es als eigene Art behandelt zu werden. Von einer Beschreibung habe ich aber abgesehen, da noch einige ungeklärte Namen für den nordafrikanischen Bereich vorliegen (z. B. *S. subcrispa* Pomel), die möglicherweise hier anzuwenden sind. Die marokkanischen Pflanzen bilden auch

unter günstigsten Umständen auffallend kleine spitze Blätter aus, deren untere Segmente meist unterschiedlich stark pfeilförmig zurückgeschlagen sind, eine Eigenschaft, die bei keiner der verwandten Arten auftritt (vergl. die Abbildung bei QUEZEL & SANTA für *S. aquatica* ssp. *auriculata*). Die Chromosomenzahl beweist ebenfalls die Zugehörigkeit zu den Arten der iberischen Halbinsel mit  $2n = 58$  Chromosomen.

25. *Scrophularia peregrina* L.

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 40

Griechenland, Peloponnes, Halbinsel Malea

Hagios Nikolaos bei Neapolis,

leg. K. H. RECHINGER 20 070

$2n = 36$

Sc - 198

Korsika, bei Ajaccio

leg. BÜHLER

$2n = 36$

Die schon vorher bekannte Chromosomenzahl für *S. peregrina* wird hiermit bestätigt.

26. *Scrophularia arguta* Ait.

Abb. : 13

Cytologisch geprüftes Material:

Sc - 60

Kanarische Inseln, Nivaria

Las Cañadas,

leg. -

$2n = 58$

Sc - 130

Marokko, Moyen Atlas

leg. -

$2n = 58$

Die ungefähre frühere Angabe kann jetzt mit  $2n = 58$  präzisiert werden.

## D i s k u s s i o n

Von den sechsundzwanzig Arten der Gattung *Scrophularia*, für die hier Chromosomenzahlen angeführt werden, waren neun bisher noch nicht gezählt, bei zehn Arten stimmen die hier publizierten Ergebnisse nicht mit den früheren Angaben überein und für sieben Arten konnten die bisherigen Ergebnisse teilweise oder völlig bestätigt werden. Aus dieser letzten Gruppe können lediglich vier (*S. nodosa* mit  $2n = 36$ , *S. scopolii* mit  $2n = 26$ , *S. umbrosa* mit  $2n = 26$  bzw. 52 und *S. peregrina* mit  $2n = 36$ ) als Arten bezeichnet werden, deren Chromosomenzahl schon vor dieser Veröffentlichung endgültig gesichert war. Es sind dies nur etwa 15% der angeführten Arten! Bei vier der Arten mit bisher falscher Angabe der Chromosomenzahl dürfte es sich um Fehlbestimmungen handeln (*S. herminii*, *S. sciophila*, *S. pyrenaica* und *S. trifoliata*). Die übrigen Zählungen liegen alle in der Größenordnung der korrekten Zahl. Bei diesen Arten, deren Chromosomenzahl ausnahmslos zwischen 58 und 84 liegt, dürften die technischen Schwierigkeiten zu den meist nur leicht abweichenden Ergebnissen geführt haben. Die Dominanz der Zahl  $2n = 58$  macht es wenig wahrscheinlich, daß, von Ausnahmen abgesehen, häufiger aneuploide Schwankungen der Chromosomenzahlen auftreten.

Die neuen und korrigierten Ergebnisse erlauben es erstmals, die heterogenen Zahlenangaben in sinnvollen Zusammenhang zu bringen. Der Schwerpunkt der Subsektion *Scorodoniae* liegt in einer Gruppe von über zwanzig Arten mit südwestmediterraner Verbreitung, charakterisiert durch die stark abgeleitete Basiszahl  $x = 29$ . Dieser Formenkreis besitzt sein Zentrum auf der iberischen Halbinsel. Der Formenreichtum der Kanarischen Inseln ist eher eine sekundäre Entfaltung. Nach Osten verarmt die Gruppe rasch und hat in *S. lyrata* auf Kreta ihren östlichsten Vertreter. Aus morphologischen Gründen müssen diese südwestmediterranen Arten in enge Beziehung zu Pflanzen der Basis  $x = 13$  gebracht werden (*S. umbrosa*). Diese Basis ist innerhalb der Gattung weiter verbreitet. Die Basis  $x = 29$  müßte dann, ohne daß im Augenblick zu entscheiden ist auf welche Weise, aus dieser alten Basis entstanden sein. Aus der Vereinigung dieser beiden Basiszahlen,  $x = 13$  und  $x = 29$ , ist auf dem Wege der Allopolyploidie, nahezu zwingend erkennbar bei *S. pseudoauriculata*, eine neue tertiäre Basiszahl  $x = 42$  entstanden, die

augenscheinlich nicht auf  $x = 7$  zurückzuführen ist. Diese Verknüpfung erklärt auch die enge Zusammengehörigkeit der Arten mit diesen sehr heterogenen Basiszahlen. Die Übereinstimmung der Chromosomenzahl von *S. arguta* mit der Basis dieser Gruppe kann nur schwer endgültig beurteilt werden. Einmal kann es sich um eine zufällige Übereinstimmung handeln, wie sie bei dem großen Zahlenreichtum der Gattung immer wieder auftreten kann (vergl. etwa *S. nodosa* und *S. peregrina*). Es wäre aber auch möglich, daß es sich in *S. arguta* um einen stark abgeleiteten Spezialisten dieser südwestmediterranen Gruppe handelt, der mit seiner Einjährigkeit und seinen kleistogamen Blüten eine stark an andere Lebensumstände angepasste Entwicklung genommen hat. Jedenfalls sprechen keine generellen Bedenken gegen eine Eingliederung dieser Art in die Gruppe um *S. scorodonia*.

Ebenfalls charakterisiert durch  $x = 13$  ist *S. scopolii*. Die nahe verwandte *S. alpestris* mit  $x = 34$  ist möglicherweise aus der Verbindung von  $x = 13$  mit  $x = 21$  als sekundäre Basis wiederum durch Amphidiploidie entstanden. Arten mit  $2n = 42$  stehen z.B. in *S. herminii* zur Verfügung, die auch durch ihre Morphologie einer solchen Interpretation nicht entgegenstehen würde. Die Basis  $x = 21$  (vielleicht zurückgehend auf  $x = 7$ ) ist weniger gut gesichert als die Basis  $x = 13$ . Man kann sie wiederholt bei den verschiedensten, oft primitiveren orientalischen Arten antreffen, bisweilen nach oben ( $2n = 44$  von *S. aestivalis* würde hierher passen) oder unten ( $2n = 40$  von *S. vernalis*) leicht verändert.

Zum Schluß bleiben noch die Arten mit  $2n = 36$  einzuordnen. *S. peregrina* besitzt in der hauptsächlich kleinasiatischen *S. ilwensis* eine sehr nah verwandte Art mit  $2n = 24$  Chromosomen (Grau unpubl.). Die  $2n = 36$  Chromosomen von *S. peregrina* können damit leicht auf die Basis  $x = 6$  zurückgeführt werden, eine der wenigen niedrigen Basiszahlen, die heute innerhalb der Gattung *Scrophularia* noch nachweisbar wäre. *S. nodosa* mit  $2n = 36$  scheint dagegen nicht auf diese Weise erklärbar zu sein. Die auf das türkisch-persische Grenzgebiet beschränkte, *S. nodosa* nahestehende *S. chlorantha* besitzt  $2n = 42$  Chromosomen (Grau unpubl.). Eine Ableitung durch absteigende Aneuploidie aus dem Bereich  $x = 21$  wäre hier also denkbar. Wie nahe dagegen die Beziehungen von *S. nodosa* zu den nordamerikanischen Arten mit  $x = 24$  wirklich sind, kann im Augenblick nicht eindeutig entschieden werden. Ich glaube, daß die Übereinstimmung wohl eher genereller Natur ist und etwa gleiche Entwicklungshöhe andeutet. Eine

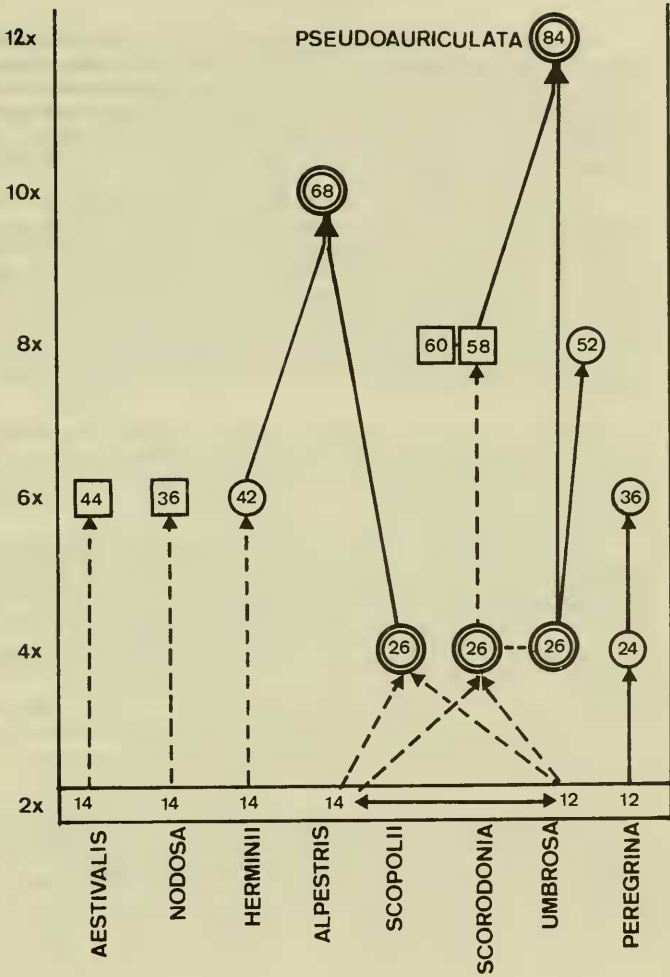
direkte Beziehung der Chromosomenzahlen zueinander ist jedoch nicht zu vermuten.

Schließlich ist noch eine spekulative Überlegung zur Entstehung der genannten Basiszahlen angebracht. Das unter anderem aus der weiten Verbreitung zu vermutende relativ hohe Alter der Gattung *Scrophularia* macht es verständlich, wenn primitive diploide Chromosomenzahlen heute weitgehend fehlen und alte Basiszahlen wie  $x = 7$  nur in Polyploiden, oft durch Aneuploidie verändert, auftreten. Diese Basis  $x = 7$  könnte in Verbindung mit der ebenfalls möglichen  $x = 6$  zur Bildung einer ersten sekundären Basis  $x = 13$  geführt haben, die heute die Gattung weitgehend beherrscht. Aus dieser Basis eines zweiten Niveaus könnte sich die Gattung dann, wie oben geschildert, weiterentwickelt haben. Einen Überblick über die vermuteten Verbindungen gibt Abb. 2.

In künftigen Veröffentlichungen, die die Arten des *S. canina*-Formenkreises und die orientalischen *Scrophularien* betreffen, werden diese Ergebnisse weiter gesichert werden. Den vielen Sammlern von *Scrophularien*, die diese Arbeit ermöglichten, sowie Dr. F. KUPICHA (London), die mir bei der Klärung von *S. pseudoauriculata* half, sei herzlich gedankt.

---

Abb. 2: Schematische Übersicht über mögliche (-----) und sichere (——) Zusammenhänge der Chromosomenzahlen innerhalb der Subsektion *Scorodoniae*. Eckig eingerahmt: Aneuploide Zahlen; doppelt umrandet: allopolyploide Kombinationen. Die Namen kennzeichnen teilweise ganze Gruppen.



### S u m m a r y

26 species of the genus *Scrophularia* (section *Anastomosantes*, subsection *Scorodoniae*) have been investigated cytologically. For 9 species the chromosome number is reported here for the first time, in 10 species earlier reports necessitated correction and in 7 species the chromosome number known up to the present time could be more or less confirmed.

The central group of the subsection *Scorodoniae* consists of species with the derived chromosome number  $x = 29$  and a Southwestmediterranean distribution. Closely related to this group is *S. umbrosa* with the more primitive basic number  $x = 13$ . Allopolyploidy gave rise to *S. pseudoauriculata* with  $2n = 84$ , uniting the two basic numbers mentioned above. *S. lyrata* and *S. umbrosa* are the putative parents. A similar origin can be assumed for *S. auriculata* which also has  $2n = 84$ .

*S. scopolii* ( $n = 13$ ) has a very near relative in *S. alpestris* ( $n = 34$ ) from the Pyrenees. Also in this case it seems quite likely that *S. alpestris* has been originated by allopolyploidy ( $x = 13 + x = 21$ ).

The species with  $2n = 36$  chromosomes probably come from two different origins. *S. nodosa* may be referred to  $x = 7$ , an old basic number of the genus. This basic number is found mainly in oriental species which then are hexaploids of this basis (often slightly changed by aneuploidy). For *S. peregrina* the basic number  $x = 6$  (another very primitive basic number) is quite probable.

It is possible that these two old basic numbers ( $x = 7$  and  $x = 6$ ) made up the now dominating secondary basic number  $x = 13$ .

Two hitherto neglected species, *S. lyrata* and *S. pseudoauriculata*, are separated from *S. auriculata* and their characteristics and distribution are illustrated.



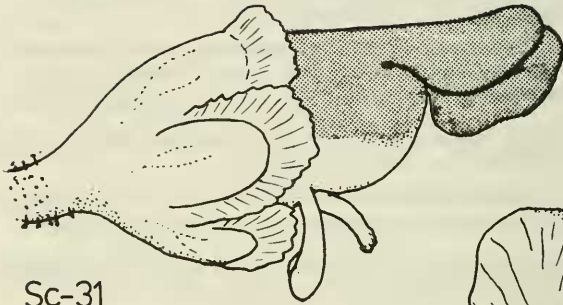
L i t e r a t u r

- BOISSIER, P. E. , 1875: Flora Orientalis IV.
- BOLLE, C. , 1861: Die Scrophularien der canarischen Inseln. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 11 : 193 - 208.
- BORGEN, L. , 1974: Chromosome numbers of Macaronesian flowering plants II. Norw. J. Bot. 21 : 195 - 210.
- CAGNIEU, A. , R. LINDER & V. VOGGENREITER, 1973: Caryotypes de la flore insulaire de Tenerife. Monogr. Biol. Canar. 4 : 126 - 133.
- CARBLOM, C. , 1969: Evolutionary relationships in the genus Scrophularia L. Hereditas 61 : 287 - 301.
- GODDIJN, W. A. & J. W. GOETHART, 1913: Ein künstlich erzeugter Bastard, Scrophularia Neesii Wirtg. x S. vernalis L. Med. Rijks Herb. Leiden 1913 No. 15 : 1 - 12.
- CONTANDRIOPOULOS, J. , 1962: Recherches sur la Flore endémique de la Corse et sur ses origines. Thèse, Montpellier.
- GADELLA, TH. W. J. & E. KLIPHUIS, 1966: Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands II. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Proc. Ser. C 69 : 541 - 556.
- LALL, S. S. , 1970: Materials for a Flora of Turkey: XXI Scrophularia. Notes Royal Bot. Gard. Edinb. 30 : 129 - 140.
- GUINOCHE, M. & R. DE VILMORIN, 1975: Flore de France II.
- LARSEN, K. , 1960: Cytotaxonomical and experimental studies on the flowering plants of the Canary Islands. Biol. Skr. Danske Vidensk. Selsk. II : 1 - 60.
- MAIRE, R. , 1940: Contributions à l'étude de la flore de l'Afrique du Nord 29. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord 31 : 99 - 114.
- MAUDE, P. F. , 1939: The Merton Catalogue. A list of chromosome numerals of species of British flowering plants. New Phytol. 38 : 1 - 31.
- 1940: Chromosome numbers in some British plants. New Phytol. 39 : 17 - 32.
- MICHAELIS, G. , 1964: Chromosomenzahlen einiger kanarischer Endemismen. Planta 62: 194.
- PALOMEQUE MESSIA, T. & M. RUIZ REJON in A. LÖWE, 1976: IOPB chromosome numbers reports LII. Taxon 25 : 346.
- PODLECH, D. & A. DIETERLE, 1969: Chromosomenstudien an afghanischen Pflanzen. Candollea 24 : 185 - 243.

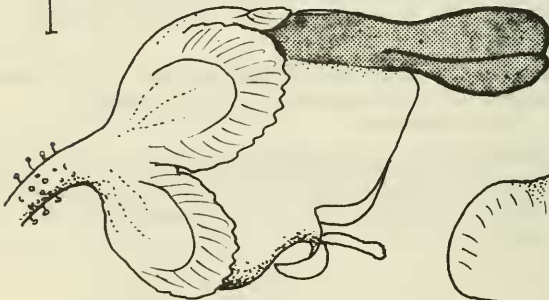
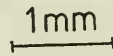
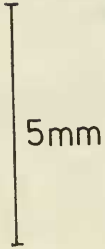
- QUEZEL, P. & S. SANTA, 1963: Nouvelle flore de l Algérie II.
- RICHARDSON, I. B. K. in TUTIN, T. G. et al. , 1972: Flora Euro-  
paea III , Scrophularia.
- RODRIGUES, J. E. DE MESQUITA, 1956: Sobre a Cariologia de  
Scrophularia canina. Ciencias 21 : 258 - 272.
- SENNEN, F. , 1923: Une seconde semaine d herborisation. Lyon.  
Soc. Linn. 69 : 108 .
- 1930: Brèves diagnoses des formes nouvelles parues dans  
nos exsiccata "Plantes d Espagne - F. Sennen". Bol. Soc.  
Iber. Cienc. Nat. 29 : (78, (275)).
- SHAW, R. J. , 1962: The biosystematics of Scrophularia in Western  
North America. Aliso 5 : 147 - 178.
- STIEFELHAGEN, H. , 1910: Systematische und Pflanzengeogra-  
phische Studien zur Kenntnis der Gattung Scrophularia.  
Bot. Jahrb. 44 : 406 - 496.
- VAARAMA, A. & H. HIIRSALMI, 1967: Chromosome studies on  
some old world species of the genus Scrophularia. Here-  
ditas 58 : 333 - 358.
- & R. LEIKAS in A. LÖVE, 1970: IOPB chromosome num-  
ber reports XXVI. TAXON 19 : 269.
- VASUDEVAN, K. N. , 1976: Contribution to the Cytotaxonomy and  
Cytogeography of the Flora of the Western Himalayas.  
Ber. Schweiz. Bot. Ges. 85 : 210 - 252.
- WILLDENOW, C. L. , 1805: Hortus berolinensis t. 55.
- WILLKOMM, H. M. & J. M. C. LANGE, 1870: Prodromus Florae  
hispanicae II. -

A b b i l d u n g e n

- Abb. 3 Blüten und Staminodium von Sc - 31: *S. lyrata*;  
Sc - 243: *S. pseudoauriculata*.
- Abb. 4 Kelchblätter (a) und verschieden große Tragblätter  
aus den Teilinfloreszenzen von Sc - 31: *S. lyrata*;  
Sc - 2: *S. auriculata*; Sc - 243: *S. pseudoauriculata*.
- Abb. 5 Verschiedene Blätter von *S. pseudoauriculata*, d letz-  
tes Blatt vor der Infloreszenz.
- Abb. 6 Verschiedene Blätter von *S. auriculata* (a-d) und *S.*  
*lyrata* (e-h), h letztes Blatt vor der Infloreszenz.
- Abb. 7 Verschiedene Blätter von *S. reuteri* (a-b, b Grund-  
blatt) und relativ wenig geteilte Blätter von *S. scio-*  
*phila* (c-e, c erstes Grundblatt).
- Abb. 8 Verschiedene Blätter von *S. schousboei*, a-c Grund-  
blätter, f-g letzte Blätter vor der Infloreszenz.
- Abb. 9 Verschiedene Blätter von *S. hispida*.
- Abb. 10 Verschiedene Blätter von *S. aquatica* var. *laxa*, e und  
i letzte Blätter vor der Infloreszenz, k und l Schatten-  
blätter.
- Abb. 11 Somatische Pro- bis Metaphasen von Sc - 243: *S. pseu-*  
*doauriculata*; Sc - 18: *S. alpestris*; Sc - 244: *S. her-*  
*minii*; Sc - 69: *S. aestivalis*; Sc - 16: *S. auriculata*  
(mit 5 B-Chromosomen).
- Abb. 12 Somatische Pro- bis Metaphasen von Sc - 113: *S. scio-*  
*phila*; Sc - 31: *S. lyrata*; Sc - 5: *S. scorodonia*;  
Sc - 15: *S. pyrenaica*.
- Abb. 13 Somatische Pro- bis Metaphasen von Sc - 143: *S. reu-*  
*teri*; Sc - 9: *S. schousboei*; Sc - 179: *S. grandiflora*;  
Sc - 231: *S. trifoliata*; Sc - 60: *S. arguta*; Sc - 108:  
*S. glabrata*.

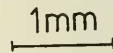
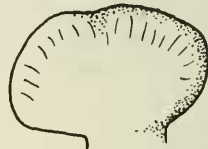


Sc-31



Sc-243

Abb.3



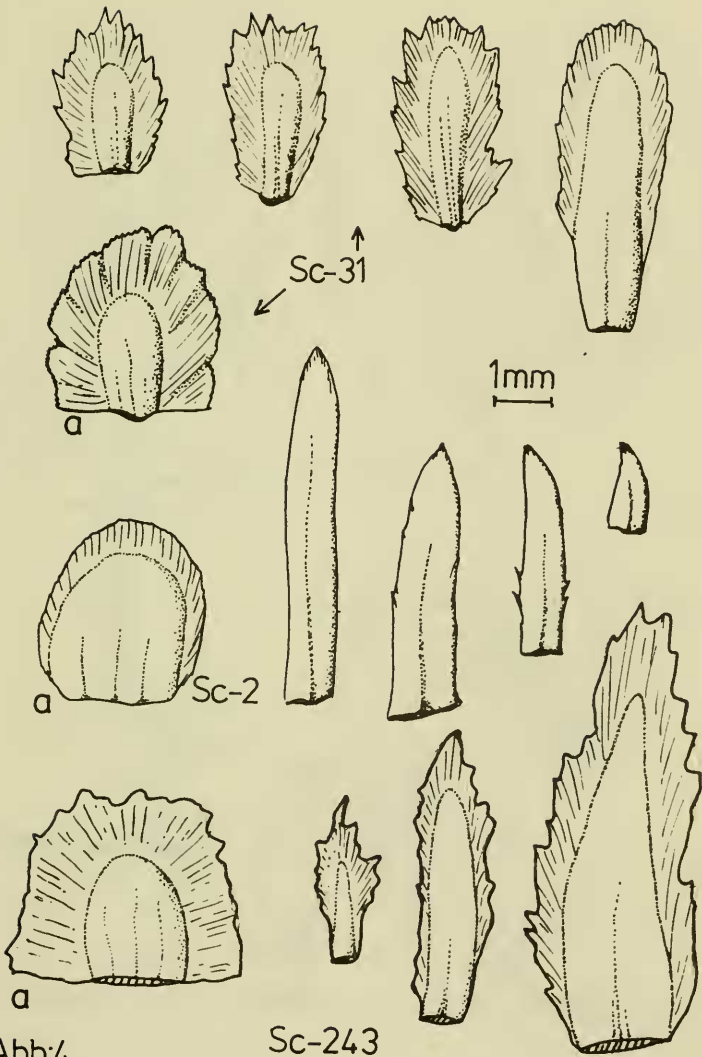


Abb:4

Sc-243

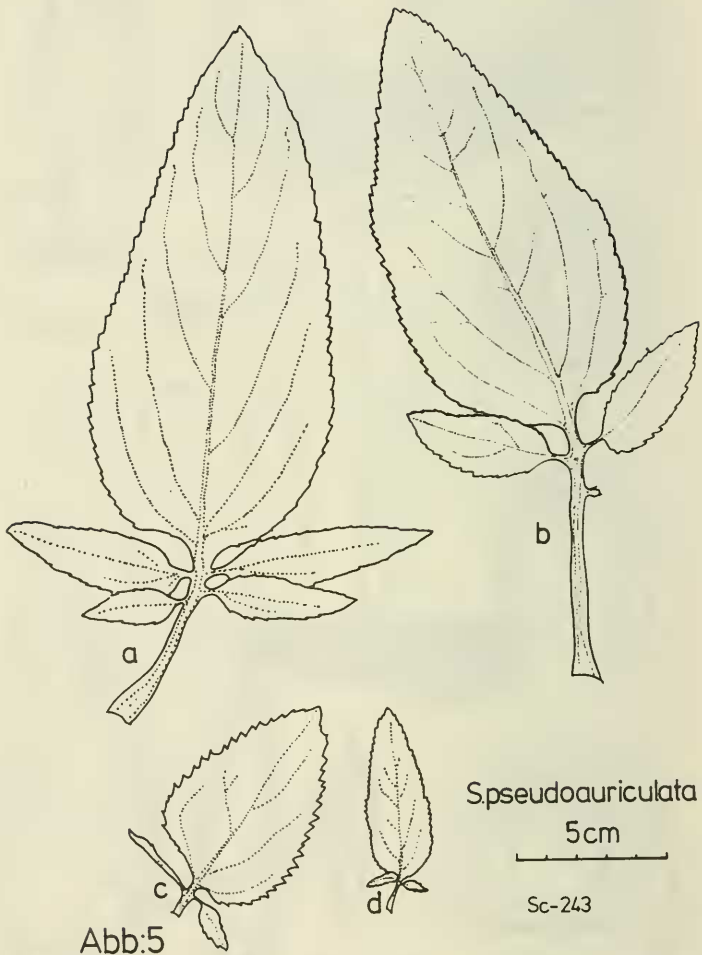


Abb:5

*Spseudoauriculata*

5cm

Sc-243

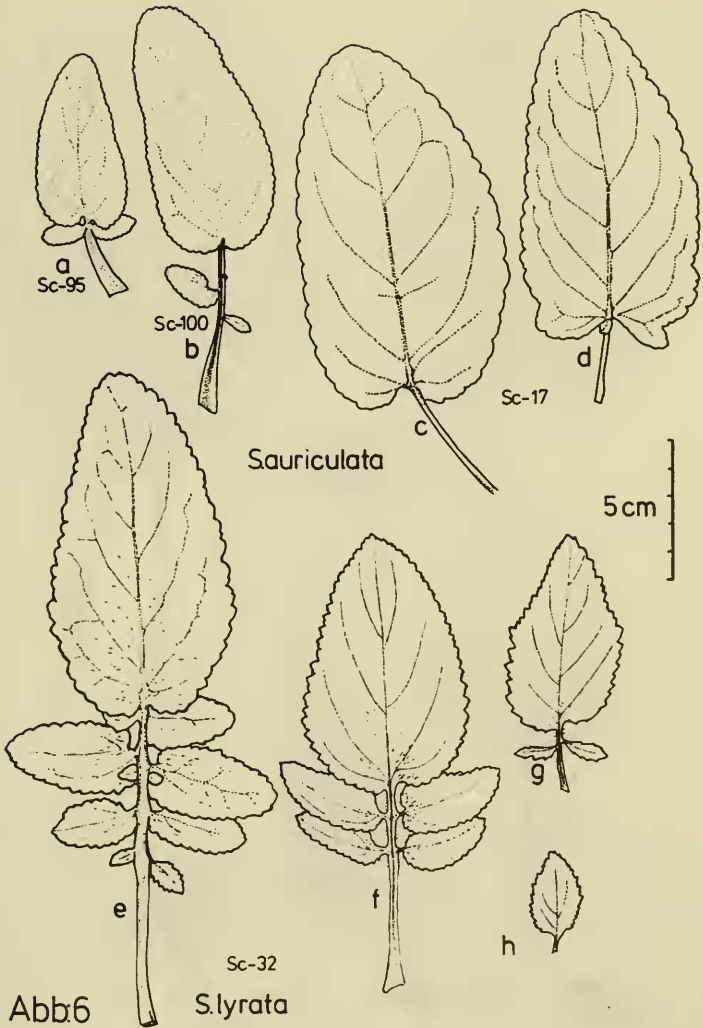
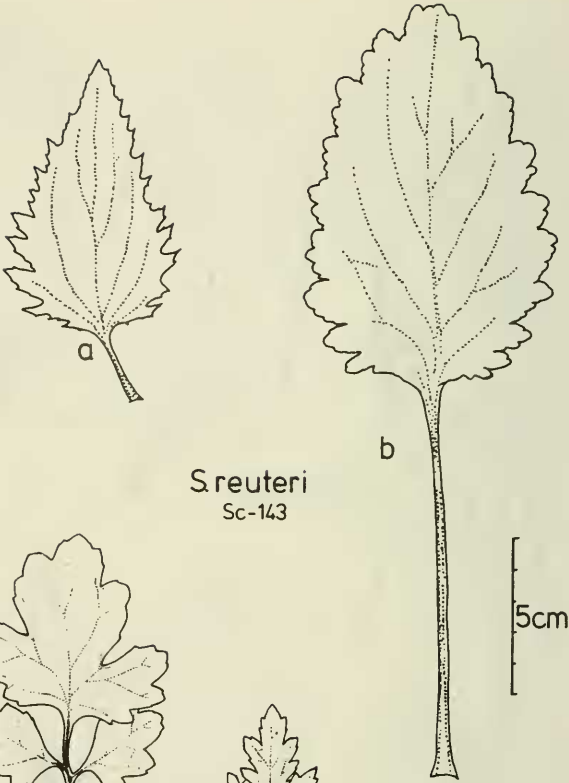


Abb6

S. lyrata



*S. reuteri*  
Sc-143

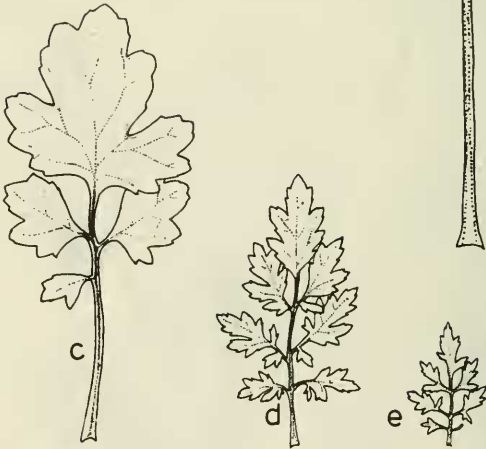


Abb:7 *S. sciophila* Sc-113



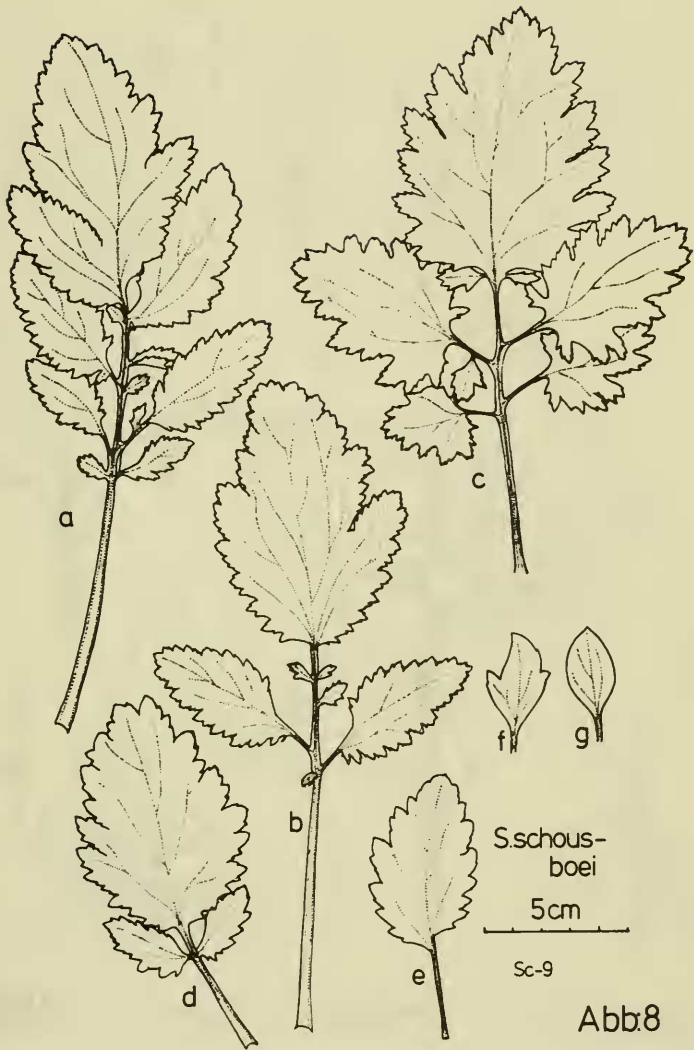
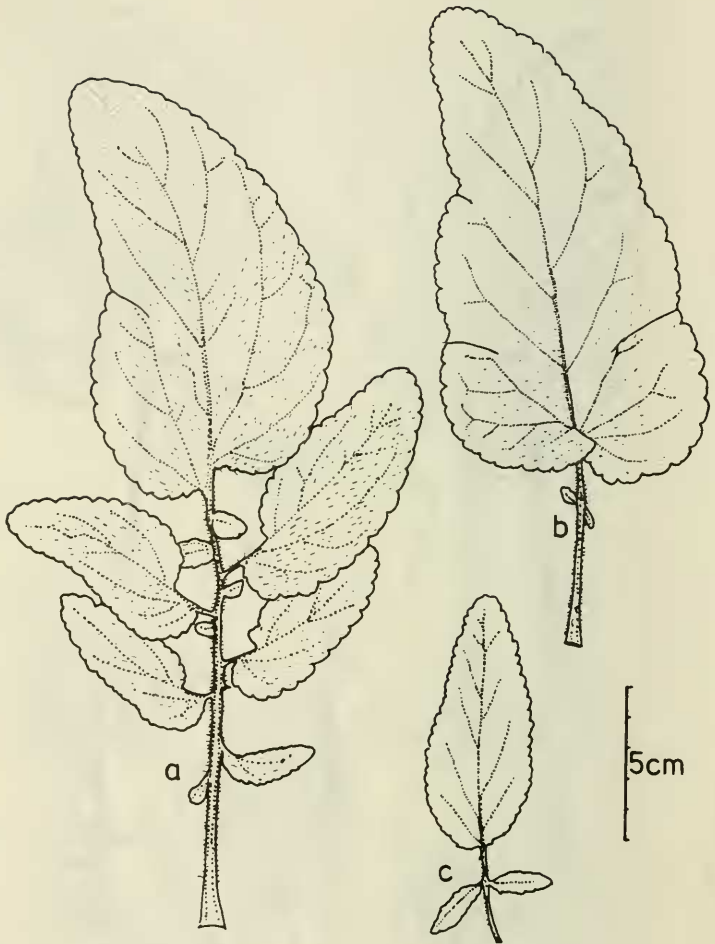


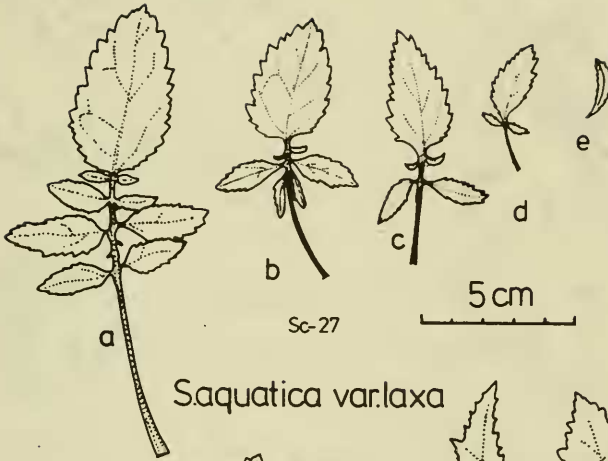
Abb.8



*S. hispida*

Sc-76

Abb.9



*Saquatica var. laxa*

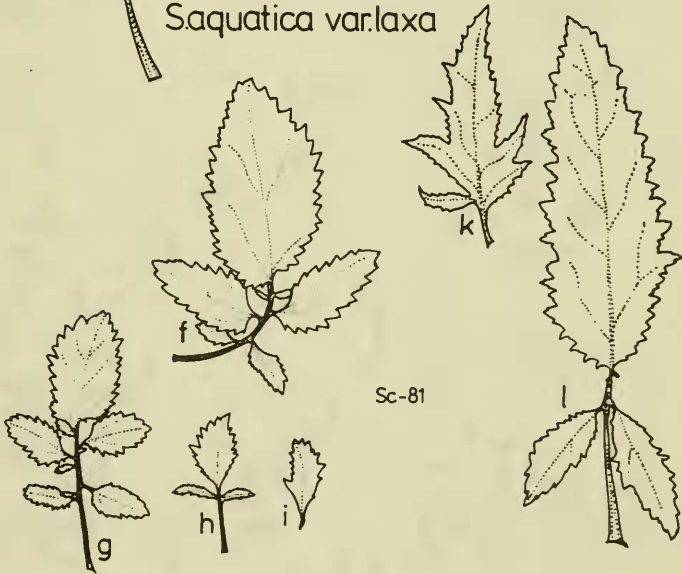


Abb.10

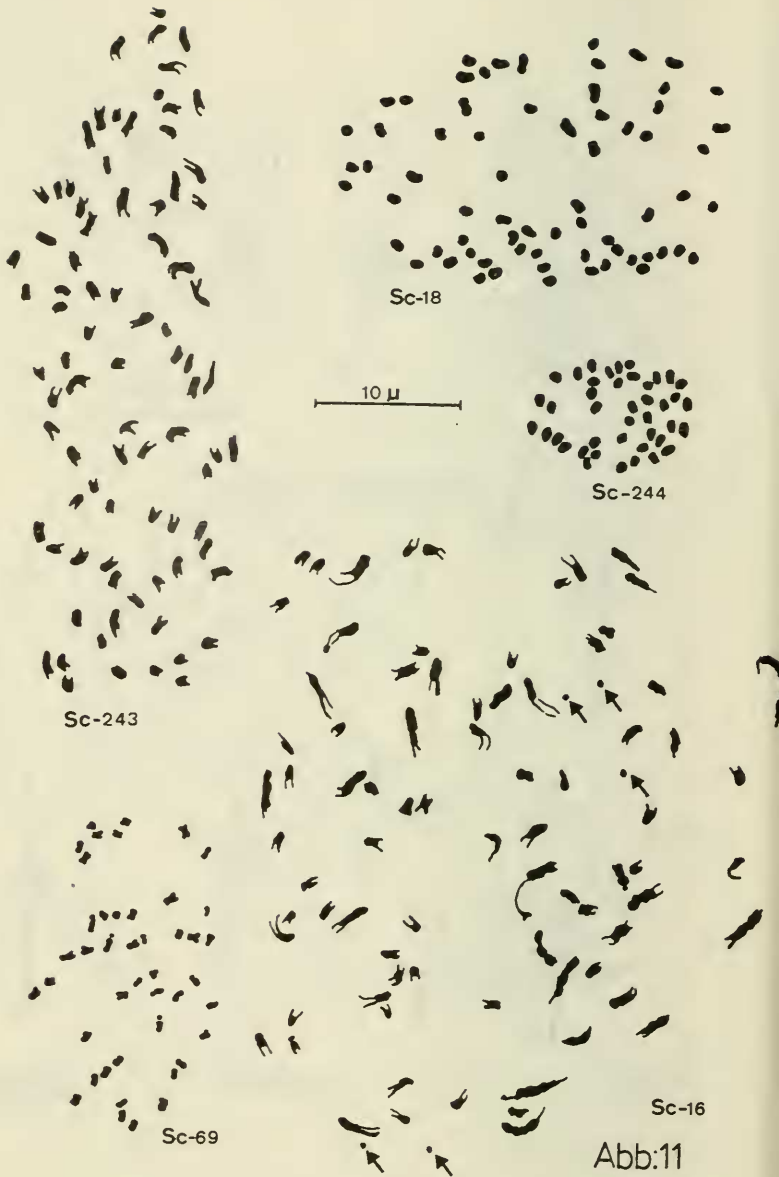


Abb.11

